CHROMOSOMEN UND POLLEN DER OENOTHEREN

von

K. B. BOEDIJN (Buitenzorg).

Einleitung.

Während früher die Theorien im Oenotheraproblem hauptsächlich aus den Ergebnissen der Kultur und der Kreuzungen gewonnen worden sind, hat in den letzten Jahrzehnten die Zytologie immer mehr wichtiges Material hierfür geliefert.

Diese sich im Anfange besonders auf die Chromosomenzahlen beschränkenden Untersuchungen sind aber nur im Anschlusz an die im Versuchsgarten gewonnenen Resultate zu verwenden. Aus dem gewaltigen Tatsachenmaterial, das an erster Stelle von Hugo de Vries, dem Gründer der Oenotherenforschung, und später noch von vielen anderen zusammengebracht worden ist, können mit Hilfe der zytologischen Daten neue Gesichtspunkte erlangt werden. Auch die Arbeiten über Pollen- und Embryosackentwickelung haben förderend auf die ganze Sache gewirkt.

Dazu kommt als zweite Hilfsmethode die mikroskopische Analyse des Pollens, welche uns eine direkte Schluszfolgerung über die Natur der zu untersuchenden Oenotherentypen ermöglicht.

Das Pollenbild stellt uns eben in die Lage, die Heterogamie ohne Hilfe von Kreuzungen festzustellen, während man eine sichere Andeutung über die mutmaszliche Chromosomenzahl erhält.

Es ist daher ohne Weiteres klar, dass moderne Untersuchungen ohne Zuhilfenahme von Zytologie und Pollenanalyse unsere Einsicht in das Oenotheraproblem nur wenig zu vertiefen vermögen.

Die in diesen Zeilen niedergelegten Betrachtungen über Chromosomen haben nur zum Zweck, einige unrichtige Auffassungen richtig zu stellen. Für den Pollen soll versucht werden, eine Erklärung der Formverschiedenheiten zu geben.

Die Chromosomen.

Bis vor kurzem wurde allgemein angenommen, dass bei der Reduktionsteilung der Oenotheren die Chromosomen, im Gegensatz zu dem, was man bei der Mehrzahl der Gewächse und Tiere beobachten kann, während des ganzen Prozesses nicht neben, sondern hinter einander geordnet sind.

Es ist mir aber gelungen (1, 1924; 2, 1925), einwandfrei nachzuweisen, dass diese Annahme der Metasyndese unrichtig ist und auf einer falschen Interpretation der Vorgänge beruht.

In Wirklichkeit verläuft die heterotypische Kernteilung bei den Oenotheren genau so wie bei anderen Pflanzen, also nach dem Schema der Parasyndese. Die nach der sogenannten „second contraction" auftretenden Chromosomverklebungen zu Ringen oder Ketten haben die Meinung herbeigeführt, dass die Chromatinmasse wohl vom Anfang an eine einfache Serie bildet und die Chromosomen durch Einschnürungen in dieselbe hinter einander entstehen würden. Einwandfreie Beweise hat man hierfür niemals anführen können.

Gerade die „second contraction" gibt eine deutliche Anweisung dafür, dass eine Chromosompaarung stattfindet. Aus der homogenen Chromatinmasse, welche in diesem Stadium auf dem Nukleolus geballt liegt, ragen

entweder Schleifen oder freie dicht neben einander gelagerte Chromosomen heraus.

In günstigen Fällen sind sieben solcher Bildungen ohne Weiteres nachweisbar.

Bei *O. Hookeri* (14,1924) und auch bei *O. blandina* und *O. deserens* (3, 1925) liegen diese 7 Paare von Chromosomen später frei in der Kernhöhle.

Typisch ist, dass die Chromosomen nur mit den Enden verklebt sind, also 7 ringförmige Gebilde darstellen. Dass diese 7 Paare von Chromosomen aus einer einzigen Kette, durch Abschnürung von jedesmal zwei Chromosomen unter Umbiegung und Verklebung der Enden, zustande kommen, ist eine sehr gezwungene Auffassung. Diese Meinung ist in hohem Masze beeinfluszt worden durch die Tatsache, dass man die frühesten Untersuchungen an abweichenden Formen wie *O. biennis, O. Lamarckiana* etc. angestellt hat.

Aber gerade O. Hookeri soll als homozygotische Form den Ausgangspunkt der vergleichend zytologischen Studien in der Untergattung *Onagra* bilden.

Die mit dieser Art eng verwandten Typen, wie O. blandina und O. deserens, haben, wie gesagt, denselben Teilungsmodus.

Das Auftreten von 7 Paaren von Chromosomen ist also primär: sekundär sind die hiervon abzuleitenden Bilder, wie man sie bei den anderen zytologisch geprüften Onagraarten findet, welche dann auch ohne Ausnahme Formen mit komplizierter gametischer Struktur darstellen.

Im Prinzip verläuft die Reduktionsteilung auf die gleiche Weise, nur bleiben bei diesen Typen die Ringpaare selten intakt. Sie öffnen sich nämlich früher oder später und die regellos sich im Kerne verteilenden Chromosomen können allerlei Verklebungen demonstrieren, wobei grössere Ringkomplexe oder Ketten entstehen.

Bei O. Lamarckiana habe ich nun (1, 1924, 2; 1925)

feststellen können, dass im Synapsis stadium der Nachweis von gepaarten Fadenteilen möglich ist. Manchmal sind diese, besonders wenn Verdickungen oder Prochromosomen auftreten, als 7 Paare deutlich wahrnehmbar. Diese Fädenpaarung ist vor der „second contraction" zu beobachten, wie ich damals auch ausdrücklich betont habe, so dass es befremden musz, dass Schwemmle (15, 1926) S. 781 behauptet „Die Darstellung Boedijns verliert auch dadurch an Beweiskraft, dass er die postsynaptischen Stadien der Entwirrung, die der second contraction vorangehen, weder abbildet noch näher diskutiert, während sie gerade entscheidend für die ganze Frage sein könnten". Auch meine Abbildung 10 (2, 1925) stellt solche vor der „second contraction" statthabenden Paarungen dar, was in der Unterschrift zum Ausdruck gelangte.

Die weitere Chromosomgenese zeigt, dass die gepaarten Fäden sich zuerst zu einer unförmlichen Masse zusammenballen. Dieses Stadium der „second contraction" ist ganz typisch für alle untersuchten Oenotheren. Später sieht man nun die bereits erwähnten Chromosompaare hinausragen. Hieraus ergibt sich, was aus den synaptischen Stadien schon geschlossen werden konnte, dass die Anordnung radial ist. Bei O. Lamarckiana findet man hiernach selten, dass alle Chromosomen sich als Paare loslösen. Doch ist solches dann und wann zu beobachten. Meine Figur 13 (2, 1925) in Bezug auf dieses Stadium hat treffende Uebereinstimmung mit Fig. 25a, Tafel 5 von Schwemmle (15, 1926) für Eucharidium concinnum.

Die Verklebung der Chromosomen kommt sicher schon während der „second contraction" zustande. Dabei werden unzweifelhaft die basalen, also in der Mitte der Chromatin-Masse befindlichen Pole mit einander vereinigt. Schwemmle (15, 1926) behauptet für Eucharidium concinnum, dass gerade diese Teile sich zuerst trennen. Doch auch die frei herausragenden Pole werden sich manch-

mal am obersten Ende trennen, wie man u.a. bei O. Lamarckiana beobachten kann (Fig. 12; 2, 1925) und solches auch bei *Eucharidium* vorzukommen scheint (Taf. 5, fig. 26; 15, 1926).

Während der Diakinese sind bei O. Lamarckiana sehr deutliche Unterschiede in der Grösze der Chromosomen nachweisbar. Man hat mit einer in der Grösze abnehmenden Reihe zu tun, so dass man immer bei der haploiden Serie ein grösstes und ein kleinstes Chromosom beobachten kann. Wohl behauptet Håkansson (7, 1926) in Bezug auf diesen Grössenunterschied auf S. 264 „Offenbar hat demnach auch Boedijn keinen Unterschied mit Sicherheit konstatiert", aber ich habe dies seinerzeit (auf S. 195; 2, 1925) schon einmal deutlich auseinander gesetzt. Die genauen Messungen, welche Hance bei *O. scintillans* angestellt hat, führten zum gleichen Resultate und aus den Figuren von Cleland ist dasselbe für *O. Franciscana* und *O. biennis* zu ersehen.

Ungeachtet der von mir beobachteten Tatsachen über Parasyndese bei O. Lamarckiana und der zu denselben Anschauungen führenden Untersuchungen von Schwemmle, gibt es noch immer einige Forscher, wie Cleland, Håkansson und Sinoto, welche für eine metasyndetische Entstehungsweise der Chromosomen eintreten. Neuerdings hat nun Kihara (8, 1927) auf scharfsinnige Weise feststellen können, dass weder die „end to end" Anordnung noch die „Radial end to end" Verbindung der Chromosomen eine Erklärung der Entstehung von Ringchromosomen gestatten.

Diese neuen Gesichtspunkte machen es klar, dass die Theorie der Metasyndese für die Reduktionsteilung unbedingt unhaltbar ist.

Der Pollen.

Die dreieckige Pollenform mit einer grossen Keimpore an jeder Ecke ist typisch für die Oenotheraceae und eben-

sogut ein erbliches Merkmal, wie z. B. die gelbe Blütenfarbe bei den Subgenera *Oenothera* und *Onagra*. Abweichungen sind sehr selten und solche, welche wir kennen, sind meistens in der Kultur entstanden. So zeigen die Mutanten von *Oenothera Lamarckiana* mit 15, 21 und 28 Chromosomen ein andersartiges Pollenbild. Besonders die letztgenannten Mutanten sind wichtig für unsere Betrachtungen, da hier sämtliche Pollenkörner anders gestaltet sind als bei der Ausgangsform. Einige Mutanten mit 15 Chromosomen haben nur ein kleines Quantum abgeänderten Pollens, während der Pollen der Mutanten mit 21 Chromosomen mindestens zur Hälfte verschieden und ausserdem sehr heterogen in der Zusammensetzung ist.

Wollten wir annehmen, dass die Eigenschaft, um drei Keimporen zu bilden, ohne Weiteres im Kerne lokalisirt ist, so kommen wir bei der Beurteilung des Gigaspollens mit dieser Betrachtungsweise nicht aus.

Hier haben wir ja einen doppelten Lamarckiana-Kern und es müszten also bei der Mehrzahl der Körner sechs Keimporen anwesend sein. In Wirklichkeit haben aber diese Pollenkörner nur vier solcher Poren aufzuweisen.

Zwar kann man im Gigaspollen auch Körner mit mehr als vier Poren finden, aber solche mit vier bilden doch die Hauptmasse des Pollens.

Auszer dem Kerne haben wir also noch einem anderen Momente bei der Bildung der Keimporen Rechnung zu tragen.

Wenn wir von der normalen Pollenbildung ausgehen, etwader der *O. Hookeri*, so können wir beobachten, dass im Tetradenstadium jeder der vier gleichwertigen Kerne eine gleichgrosze Plasmapartie beherrscht. Dieses Plasma wird dreieckig abgegrenzt, während eine der Kanten immer länger ist als die andern.

Bei dem Gigaspollen haben wir Kerne mit der doppelten Chromosomenzahl. Die Plasmamasse, welche von solchen Kernen beherrscht werden kann, ist dementspre-

chend viel grösser. Die Pollenkörner, die denn auch gebildet werden, sind Doppelkörner und dies gelangt auch in der Form zum Ausdruck. Man kann sie so zu sagen als zwei mit den langen Kanten an einander gewachsene dreieckige Körner auffassen (Fig. 1). Dabei soll man aber niemals

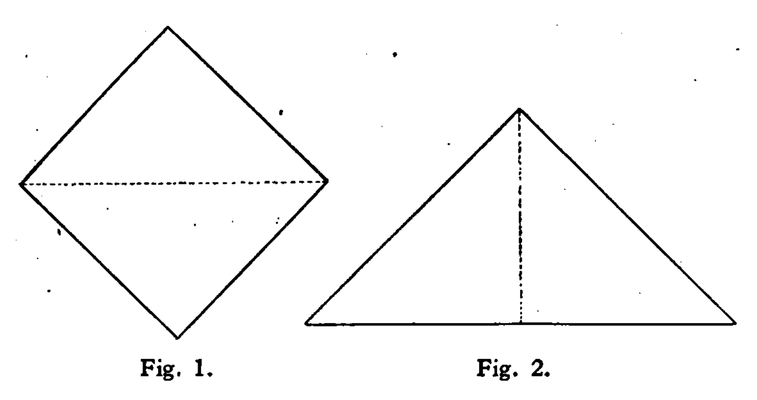


Fig. 1. Fig. 2.

vergessen, dass diese Vorstellung nur schematisch ist. Wir sehen beim Gigaspollen, dass die Tendenz, das Plasma eckig abzugrenzen, behalten bleibt. Warum nicht nur grosse dreieckige Körner entstehen, ist bisher unverständlich. Solche, Körner, die man sporadisch im Gigaspollen

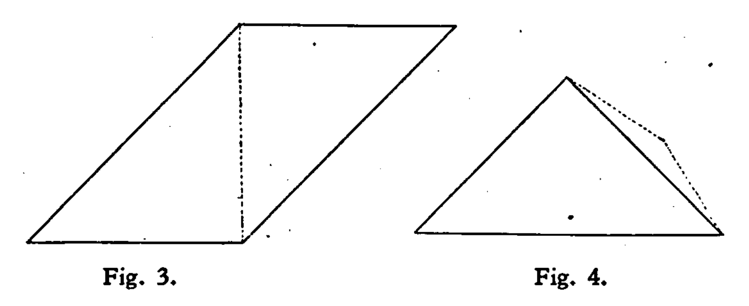


Fig. 3. Fig. 4.

findet, denke ich mir wie in Fig. 2 dargestellt entstanden.

Die Annahme, dass im Pollen der Oenotheren immer nur Dreiecke oder Kombinationen von Dreiecken realisirt

werden können, macht auch viele andere Pollentypen verständlich.

So können durch die Kombination von zwei mit den kurzen Kanten zusammenstoszenden Dreiecken längliche Körner entstehen (Fig. 3). Diese kann man im Gigaspollen dann und wann beobachten, wie aus meiner Figur 8 g (2, 1925) hervorgeht.

Beim Pollen von Oenotheren mit 15 Chromosomen findet man, wie schon erwähnt, manchmal Körner mit einer Extrakeimpore. Auch hier kann der Kern mit 8 Chromosomen mehr Plasma beherrschen und der Überschuss an Plasma wird seitlich von der dreieckigen Grundform herausragen, wie das in Schema 4 abgebildet ist. Am Gigaspollen können, wenn, was öfters vorkommt, die Teilungen nicht in der gewohnten Weise 14-chromosomige Kerne geben, dieselben Erscheinungen auftreten. Obwohl die eckige Plasmaabgrenzung meistens nur in einer Ebene stattfindet, kann man doch öfters Körner finden, die auch nach oben oder unten Keimporen gebildet haben (2, 1925; Fig. 8 i. j. k.).

Bei solchen, durch eine ungleiche Chromosomenverteilung entstandenen Riesenkörnern können die restierenden Kleinkerne nur sehr wenig Plasma beherrschen und bilden den Zwergpollen. Dasselbe Phänomen hat auch Michaelis (11, 1926) für *Epilobium* beobachtet.

Der Zwergpollen ist immer steril und hat nur 1 bis 2 Keimporen aufzuweisen. Aber auch beim normalen Pollen von diploiden Oenotheren kann man ausnahmsweise fertile Körner mit 2 und manchmal mit 4 Ecklappen finden. Da diese Körner alle dieselbe Grösze haben, wie die mit 3 Ecklappen, wird man es hier wohl mit einem Falle fluktuierender Variabilität zu tun haben. Michaelis (11, 1926) berichtet sogar, einmal im Epilobiumpollen ein normales Korn mit nur einer Pore gesehen zu haben. Wir haben also bei der Beurteilung des Pollen-

bildes von Oenotheren eine scharfe Trennung zu machen zwischen fluktuierender Variabilität und Formwechsel infolge Kernteilungsabweichungen. Wenn man nur die Grösze der Körner ins Auge faszt, wird dies aber nicht schwer fallen.

Aus diesen Betrachtungen geht hervor, dass bei der Pollenbildung polyploider Oenotheren Körner entstehen, die im Prinzip von den gewöhnlichen dreieckigen abzuleiten sind, da sie Kombinationen dieser Form darstellen. Nur an den Ecken werden Keimporen gebildet. Es besteht also offenbar kein direkter Zusammenhang zwischen Chromosomenzahl und Ecklappenzahl.

Literatur.

1. Boedijn, K. B., Die Typische und Heterotypische Kernteilung der Oenotheren. Zeitschr. f. Zellen- u. Gewebelehre, Bd I, 1924, S. 265—277.
2. ———, Der Zusammenhang zwischen den Chromosomen und Mutationen bei Oenothera Lamarckiana. Rec. d. Trav. bot. Néerl., Bd. 22, 1925, S. 173—261.
3. Cleland, R. E., Chromosome behaviour during meiosis in the pollen mothercells of certain Oenotheras. The American Naturalist, Bd. 59, 1925, S. 475—479.
4. ———, Cytological study of meiosis in anthers of Oenothera muricata. The Botanical Gazette, Bd. 82, 1926, S. 55—70.
5. ———, Meiosis in the pollen mother cells of Oenothera biennis and Oenothera biennis sulfurea. Genetics, Bd. 11, 1926, S. 127—162.
6. Dulfer, H., Die Erblichkeitserscheinungen der Oenothera Lamarckiana semigigas. Recueil des Travaux botaniques néerlandais, Bd. 23, 1926, S. 1—71.
7. Håkansson, A., Ueber das Verhalten der Chromosomen bei der heterotypischen Teilung Schwedischer

Oenothera Lamarckiana und einiger Ihrer Mutanten und Bastarde. Hereditas, Bd. 8, 1926, S. 255—304.
8. Kihara, H., Ueber das Verhalten der „end to end" gebundenen Chromosomen von Rumex acetosella und Oenothera biennis während der heterotypischen Kernteilung. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 66, 1927, S. 429—460.
9. Marchal, E., Recherches sur les variations numériques des chromosomes dans la série végétale. Mémoires publiés par l'Académie royale de Belgique (Classe d. sciences), Deuxième série IV, 1920, 108 S.
10. Michaelis, P., Zur Zytologie und Embryoentwicklung von Epilobium. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 43, 1925, S. 61—67.
11. ———, Ueber den Einflusz der Kälte auf die Reduktionsteilung von Epilobium. Planta/Archiv f. wiss. Botanik, Bd. I, 1926, S. 569—582.
12. Oehlkers, F., Entwicklungsgeschichte der Pollensterilität einiger Oenotheren. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererb. lehre, Bd. 43, 1927, S. 265—284.
13. Renner, O., Untersuchungen über die faktorielle Konstitution einiger komplexheterozygotischer Oenotheren. Bibliotheca gen., Bd. IX, 1925, 168 S.
14. Schwemmle, J., Vergleichend zytologische Untersuchungen an Onagraceen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 42, 1924, S. 238—243.
15. ———, Vergleichend zytologische Untersuchungen an Onagraceen II. Die Reduktionsteilung von Eucharidium concinnum. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 65, 1926, S. 778—818.
16. ———, Der Bastard Oenothera Berteriana × Onagra (muricata) und seine Zytologie. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 66, 1927, S. 579—595.
17. Sinoto, Y., Microsporogenesis in Oenothera sinuata. The botanical Magazine, Bd. 41, 1927, S. 225—234.

18. Vries, Hugo de, Die latente Mutabilität der O. biennis. Zeitschr. f. indukt. Abst.-u. Vererb. lehre, Bd. 38, 1925, S. 141—199.
19. ———, Androlethal factors in Oenothera. Jacques Loeb Memor. Vol. Journal Gen. Phys., Bd. 8, 1925, S. 109—113.
20. ———, Sekundäre Mutationen von O. Lamarckiana. Zeitschr. f. Botanik, Bd. 17, 1925, S. 193—211.
21. ———, Mutant races derived from O. Lamarckiana semigigas. Genetics, Bd. 10, 1925, S. 211—222.
22. Warth, G., Zytologische, histologische und stammesgeschichtliche Fragen aus der Gattung Fuchsia. Zeitschr. f. indukt. Abst.-u. Vererb. lehre, Bd. 38, 1925, S. 200—257.